COMENTARIOS

Crítica a: *"Les problèmes de l'espèce dans le Règne animal"* sous la direction de Charles Bocquet, Jean Génermont et Maxime Lamotte.- Editions de la Société Zoologique de France, 145 Rue Saint Jacques - París Ve - Tomes I et II Mémoires N° 38 (407 pp) et 39 (381 pp) 1976 et 1977 (en rústica: 100 FF cada tomo).

por R. F. LAURENT*

SUMMARY

Reflections on "Les problèmes de l'espèce dans le Règne animal" directed by Charles Bocquet, Jean Génermont and Maxime Lamotte.- It is a pleasure to comment a very nice French publication on the species problem in the animal kingdom. Two volumes appeared and a third is heralded. They contain seventeen papers, each on a different group. Most are excellent and none is bad. The main conclusions are: the frequence of cryptic species, the difficulties of application of the biological species concept between allopatric populations, the probability of quite an array of speciation mechanisms, although the allopatric model of Mayr still appears to be by far the most common. As a corollary, it can be seen that the biological species concept is indeed non-operational as claimed by Sokal and Crovello (1970). However, it does no matter. Systematists are not free to disregard the reality, pretexting its forbidding complexity. So much the worse for them, buy they have to face the challenge.

Desde el famoso libro de Cuénot sobre la especie (1936), el tema fue tratado abundamente por los autores anglosajones (J.S. Huxley, Th. Dobzhansky, E. Mayr, etc.) y algunos otros (B. Rensch, por ejemplo), pero muy poco por los autores de habla francesa.

Vale decir que un libro como este, colma una laguna importante en la literatura científica francesa. En realidad hace más: demuestra que las últimas generaciones de biólogos de Francia, se unieron por fin a la ola de la Nueva Sistemática, en un momento en que esta es combatida por los feneticistas y los cladistas.

Pasteur (1978), en una crítica muy interesante y muy entusiasta, al primer volumen, se muestra sin embargo muy severo con la introducción, escrita por los propios directores de la obra. Cierto es que los autores parecen ignorar que *Rana pipiens* es un complejo de especies crípticas, que la hibridación no es impedida necesariamente por las mutaciones estructurales, etc. Pero no se entiende el reproche de Pasteur a propósito de los Canidae: "formes que l'on ne peut s'empêcher d'appeler des especes tant elles sont différentes, mais qui restent interfécondes". Pasteur cree que los autores quisieron decir que los Canidae son solamente subespecies muy diferentes de una sola especie, y por supuesto, se indigna. Sin embargo, no dijeron nada de eso ni nada que sea fal-

---

* Investigador Principal por el CONICET - Fundación Miguel Lillo.

so. Los perros, lobos, coyotes y chacales, son interfecundos y son especies a pesar de eso... sobreentendido porque, aún simpátridas, no se cruzan en la naturaleza. Es perfectamente conforme a las opiniones de los autores modernos como Dobzhansky, Mayr y Pasteur mismo.

Aparte de las fallas aludidas, esta introducción es un resumen adecuado y sin pretensiones, lo que es conveniente, ya que una visión más ambiciosa se justifica en los distintos capítulos tratados por varios especialistas en las páginas siguientes.

Antes de considerar los distintos capítulos conviene destacar uno de los temas que reaparece con más insistencia en la obra: las especies gemelas o cripticas. En efecto tales especies se descubren cada vez más en todos los grupos bien estudiados.

Ya en el capítulo de los Protozoos (J. Génermont), la importancia de las especies crípticas se impone con una fuerza particular, especialmente en los Infusorios donde, por ejemplo, *Paramecium aurelia* es en realidad un complejo de 14 especies gemelas, lo que plantea problemas de nomenclatura inextricables. Sin embargo, muchos otros Protozoos, por ejemplo Flagelados y Amebas, no tienen en general reproducción sexual. En tales casos la noción de especie se vuelve irremediablemente convencional (Laurent, 1972). Los clones reconocibles por su morfología distinta u otros caracteres se pueden llamar especies, pero no tienen la cohesión interna que dan los intercambios genéticos de la reproducción sexual: resultan solamente, de un corte de un "continuum" por la selección. Su descendencia no es reticulada, lo que es una salvaguarda contra las aventuras centrifugas, sino directamente ramificada y filética, con todos los riesgos implicados que la multiplicidad desenfrenada de los linajes hace no solamente tolerables, sino también creadores.

Otros problemas se presentan en los Moluscos lamelibranquios tratados por P. Lubet. Ya sabíamos hasta qué punto la morfolc de la concha es deficiente, sobre todo porque esos moluscos generalmente sedentarios y a veces fijos, sufren sin mitigaciones las influencias modificatorias del ambiente y por consiguiente forman ecofenotipos sin ningún valor taxonómico. Como en todos los grupos, otros recursos ayudan al malacólogo: morfología interna, biometría, embriología, fisiología, bioquímica, cariología. A veces el autor crea cierta confusión hablando de razas fisiológicas aunque tal concepto carezca de valor, por aplicarse generalmente a especies cripticas o a razas geográficas escasamente diferenciadas y por lo tanto superfluas. Tampoco se puede aprobar su contradicción a propósito de *Mytilus edulis* y *M. galloprovincialis* que Lubet considera como especies nacientes o razas geográficas: como en otro lugar menciona la coexistencia de las dos formas en nada menos que catorce estaciones, se trata obviamente de especies gemelas y no de razas geográficas.

El estudio de los Moluscos gasterópodos por André Franc, gira principalmente en torno a las dificultades técnicas planteadas por el reconocimiento de las especies. Una vez más se prueba que la morfología sola no soluciona todos los problemas. Todavía persiste a veces, el viejo prejuicio según el cual las especies deben diferir más entre ellas que las subespecies, idea claramente incompatible con el concepto biológico de la especie. Se debe entonces repetir que las especies pueden ser aparentemente idénticas (especies crípticas), mientras que las subespecies deben diferir bastante para que valga la pena reconocerlas (Laurent 1948), siendo este "bastante" materia subjetiva pero que se puede fijar por convenciones (la famosa regla del 75%). También ayudaría a apoyarse sobre los conceptos respectivos de relaciones específicas y subespecíficas (Laurent 1952) ya que en muchos casos, vastos complejos de poblaciones, muestran aquí relaciones específicas y allí relaciones subespecíficas, que complican muchísimo la tarea del sistemático, como en el famoso caso del género *Partula* en las islas del Pacífico, y también en *Patella*. Otros ejemplos indicados como sugerencias de especiación ecológica son sospechosos: así, muy probablemente, *Patina laevis* no es otra cosa que un ecofenotipo de *P. pellucida*, mientras que no se

ve como los Pyramellidae de Inglaterra habrían podido diferenciarse sin aislamiento geográfico o microgeográfico previo.

Bocquet, otro de los tres coeditores, trató el problema de la especie en dos grupos de crustáceos, el género *Tisbe* (Copépodos Harpacticoides) y el complejo *Jaera albifrons* (Isópodos Asellotes). Lo hizo con mucha inteligencia en cuanto al fondo y mucho ingenio en cuanto a la forma, subrayando una vez más las insuficiencias de los criterios morfológicos, que engañan igualmente a "divisores" y "juntadores". Las numerosas especies gemelas que se escondían bajo el nombre de *Tisbe furcata* y *Jaera albifrons* se pueden caracterizar a posteriori por particularidades morfológicas tan tenues que habrían parecido irrisorias a los morfólogos puros de antaño como lo dice tan elegantemente Bocquet. (*).

Pasando a las arañas, tenemos el interesante artículo de P. Blandin, con una descripción de los caracteres morfológicos habituales y un perspicaz análisis de los escollos que aguardan al aracnólogo de museo. Hace hincapie sobre los problemas de las formas alopátridas y la necesidad frecuente de recurrir al criterio mixiológico. Sin embargo, no insiste bastante sobre el hecho de que tal criterio es de dirección única. La interesterilidad experimental es concluyente, mientras que su contrario no lo es.

Critica a varios autores por haber atribuido una significación posiblemente exagerada a datos etológicos, por ejemplo los alardes sexuales. No desaprueba el principio del hecho, sino aplicaciones tal vez riesgosas, que de biólogos brillantes harían sistemáticos temerarios. Sin embargo "audaces fortuna juvat", y muchas decisiones taxonómicas, son en resumidas cuentas, nada más que apuestas... y las apuestas se ganan o se pierden. El error de reconocer una especie que no existe, no es peor que el error opuesto.

El problema de la especie en los Colémbolos, tiene aspectos especialmente difíciles, como lo muestra P. Casagnau. Citando bien a propósito a Gisin (1966), contesta sin nombrarlos, a Sokal y Crovello, diciendo que las correlaciones constantes entre un número suficiente de caracteres independientes es en general una prueba suficiente de aislamiento, necesariamente específica en casos de simpatría. Sin embargo, la variabilidad fenotípica, aumentada por la epitoquia, las ecomorfosis, las ciclomorfosis y la neutralización morfológica de los adultos en ciertas circunstancias, son otras tantas trampas para el sistemático.

La última parte de este trabajo muy fascinante, trata de las variaciones geográficas de ciertos cromosomas en *Bilobdella aurantiaca*, morfoespecie aparentemente muy homogénea.

Los Ortópteros con sus formas solitarias y gregarias, presentan situaciones y problemas similares a las ecomorfosis o ciclomorfosis de los Colémbolos. Por lo demás, el autor (P. Dreux) cita varios ejemplos de casos clásicos y menciona para terminar el modelo tan controvertido de especiación estasipátrida descrito por White, Blackith, Blackith y Cheney (1967), en los Morabinae.

Un capítulo particularmente brillante se dedicó a los Lepidopteros (M. Guillaumin y H. Descimon). En tal grupo, favorito de los estetas y coleccionistas, hay dos conceptos suplementarios de la especie, que llaman respectivamente lucrativo e hipotético-prioritario: por supuesto, no tienen nada de científico y complican considerablemente la tarea de los entomólogos serios. Aquellos tiene, por supuesto, problemas idénticos a los que se presentan en

---

* Aún hoy en día, aparecen a veces trabajos soberbios por todos conceptos, excepto por la noción arcaicamente tipológica de la especie. La monografía de los *Typhlopidae* africanos por Mme. Roux-Estéve (1974) es un ejemplo impresionante. La autora le dio un esmero fuera de lo común, pero no supo entender que dos especies no deben ser necesariamente muy diferentes, y por eso sinonimizó las que no le parecían fáciles de distinguir como *Typhlops schmidti* y *T. lineolatus*, sin considerar la posibilidad de especies crípticas.

todos los otros grupos. Conviene destacar sin embargo, el problema de los cariotipos, que comprenden los números más altos observados en animales (217-223 en *Plebicula atlantica*) y muestran a veces una variación intraespecífica muy curiosa. En su subcapítulo sobre el criterio mixiológico, dicen que de ser riguroso, las especies verdaderas deberían ser realmente interestériles. Tal exigencia es excesiva, ya que lo que cuenta es la situación en la naturaleza (sino, deberíamos considerar que todos los Canidos constituyen una sola especie) y en su propia habla los autores no siguen esta rigurosa condición. Con la misma base rechazan el concepto de mestizaje (entre subespecies) que algunos autores (no mencionados) querían oponer al de hibridación que sucede a veces entre especies. Tal distinción me parece al contrario, útil. Cierto es, sin embargo, que puede resultar difícil determinar a partir de qué grado de mestizaje se trataría realmente de hibridización en este sentido restringido. Se puede suponer, a pesar de todo que tales situaciones ambiguas deben ser inestables y que deben evolucionar rápidamente, bien hacia el cruzamiento más y más intenso, bien al revés, hacia la multiplicación de obstáculos al cruzamiento, lo que haría inclinar la balanza hacia la especiación.

Guillaumin y Descimon dicen con razón que las hibridaciones experimentales no son taxonómicamente concluyentes. Solamente cuando son negativas, dan la prueba de relaciones específicas lo que no excluye la posibilidad de relaciones subespecíficas comunes, que a pesar de las apariencias justificaría la inclusión de hasta poblaciones simpátridas en una sola y misma especie. El caso de *Pieris napi* y *P. bryoniae* (Vol I pp. 167-170) pertenece a semejante situación y la categoría de vice-especies de Avinov, no parece útil, sino solo a título meramente descriptivo. Más interesante es el concepto de "exerge" de Verity (1928) correspondiente a regiones zoogeográficas amplias, y generalmente bien caracterizadas desde el punto de vista climatológico.

El caso de *Pyrgus carlinae* y *P. cirsii* muestra una introgresión de arriba abajo, muy similar a la que noté entre *Telmatobius laticeps* y *T. ceiorum* y debido, en el caso de estos sapos, al simple hecho de que las crecientes, soliendo obedecer a la ley de gravedad, arrastran todo hacia abajo y no al revés (Laurent 1973).

En fin, la comparación del número de géneros, especies y subespecies descritos desde 1951 hasta 1961 en los Ropaloceros y Heteroceros, revela en los primeros una variación geográfica mucho más intensa que en los segundos, en contraste con las especiaciones más o menos crípticas mucho más frecuentes en los Heteroceros.

La enseñanza de los Drosophilidae (L. Tsacas y C. Bocquet) tiene una importancia muy particular, ya que estas pequeñas moscas son el material preferido de los genetistas. Los autores mostraron muy bien como tales estudios, han revelado un número enorme de especies gemelas o casi gemelas y por consiguiente hasta que punto se confunden los sistemáticos que desdeñan diferencias pequeñas como las que se descubrieron a posteriori entre poblaciones muy similares, pero interestériles. Cuando se considera que mucho más de la mitad de las ± 1300 especies reconocidas en el género *Drosophila* se describieron durante los 30 últimos años, se puede apreciar la cantidad impresionante de especies desconocidas en el reino animal, por no saltar a la vista de los que no saben o no quieren saber lo que es en realidad una especie.

Un aspecto muy curioso del conocimiento muy adelantado del grupo es la frecuente discrepancia entre el cariotipo, las secuencias observadas en los cromosomas politenos y las diferencias morfológicas. Aún especies llamadas homosecuenciales (con cromosomas aparentemente iguales) pueden tener caracteres morfológicos muy diferentes, mientras que especies aparentemente idénticas, tienen cromosomas totalmente diferentes y, por supuesto, son interestériles.

En fin, un hecho todavía poco conocido es la diferencia entre las vibraciones de las alas del macho en los despliegues nupciales, mecanismo de aislamiento similar al canto de las aves, grillos o ranas.

Si las drosófilas se han beneficiado muchísimo de la actividad incansable de los genetistas, los mosquitos llamaron la atención en forma similar a los médicos, a causa de su papel importante en la trasmisión de enfermedades graves como la malaria, varias filariosis, la fiebre amarilla, etc. A pesar de su interés intrínseco, el capítulo pertinente, tratado por cinco autores, no está a la altura de los otros, aparte de la conclusión general que sintetiza bien los problemas, especialmente complejos, de la taxonomía fina en los Nematoceros. En el resto, hay mucha confusión. Por ejemplo, a propósito de los *Aedes* del Pacífico Sur, se habla de mecanismos de aislamiento ecológico y *"por consiguiente"* de especiación simpátrida: ejemplo de confusión entre la causa y el efecto (Mayr 1947). En otro lugar hay contradicciones de prioridad, *Anopheles maculipennis melanoon* Hackett 1934 tiene prioridad sobre *subalpinus* Hackett y Lewis 1935 (pp 265-266); sin embargo, más abajo, pp 268, 269 y 270, *melanoon* desaparece en provecho de *subalpinus*, aunque la prioridad de *melanoon* sea reafirmada en la misma p. 269, mientras que la sinonimia se encuentra alternativamente afirmada y negada. También subespecies simpátridas aparecen sin las explicaciones requeridas (relaciones subespecíficas alopátridas comunes).

Los autores del capítulo dedicado a los Teleosteos (J. Daget y M.L. Bauchot) tratan más de los problemas técnicos vinculados al reconocimiento de las especies que de su concepto mismo. Tales problemas son la variación ontogenética, la variación fenotípica, el dimorfismo sexual, el polimorfismo, y constituyen el tema de más de la mitad del trabajo. El último cuarto considera brevemente la clasificación, las técnicas de la taxonomía numérica, la nomenclatura y la identificación. Por interesantes que sean, son todos asuntos que no pertenecen realmente al problema de la especie, el cual es examinado de veras en el subcapítulo B titulado "Aislamiento reproductivo y segregación geográfica". Como en muchas contribuciones ya criticadas hace treinta años, hay una tendencia a confundir los mecanismos de aislamiento con los mecanismos de especiación. Muchos, especialmente las diferencias fisiológicas, etológicas y los rearreglos cromosómicos son más bien el resultado de la especiación que su causa. La multiplicación de las especies del género *Haplochromis* en el Lago Victoria, se debe probablemente a numerosos aislamientos microgeográficos más bien que al comportamiento reproductor de las especies, como lo suponen los autores. Objeciones generales a tal proceso ya fueron expuestas varias veces (Mayr 1963, Laurent 1972, etc.). Además, Fryer e Iles (1972) mostraron como la formación del Lago Victoria por elevación del borde oriental del Graben Occidental, cortaron una serie de valles que se inundaron, formando muchos pequeños lagos que se unieron, se separaron, se reunieron, según los movimientos tectónicos. Hay un ejemplo bien actual de tal situación; el minúsculo lago Nabugabo al lado del Lago Victoria, que alberga no menos de cinco *Haplocromis* endémicos.

El tratamiento de los urodelos por F. Gasser, no merece menos que elogios por la claridad de los conceptos y la exposición. Hay que destacar el caso del tritón japonés *(Cynops pyrrhogaster)* en el cual aparece una relativa interesterilidad entre ciertos grupos de poblaciones, lo que subraya una vez más la utilidad del concepto de relaciones (subespecíficas o específicas) entre poblaciones, y la frecuencia evidente de relaciones específicas entre razas de la misma especie: la exterminación de las otras poblaciones haría automáticamente de ellas especies perfectamente válidas, fácilmente reconocibles o crípticas (eso es lo de menos). Cabe notar también la precisión de los valores numéricos de divergencia genética, basados en estudios de proteínas séricas, en relación con el nivel taxonómico: especies, subespecies o simplemente poblaciones de los géneros *Taricha* y *Plethodon*.

En fin, Gasser pone bien de relieve la extrañeza de las especies triploides ginogenéticas del género *Ambystoma*, que escapan al concepto biológico normal de la especie, tanto como las especies partenogenéticas.

A. Dubois, a quien se debe una tesis muy notable sobre ranas del Nepal (1976), se encargó de los anuros y no economizó sus esfuerzos, pues su capítulo es por lejos el más largo de todos, y no se puede decir que la calidad no se halle a la altura de la cantidad.

La cautivante historia del complejo de *Rana pipiens* en América del Norte, debería inspirar reflexiones benéficas a los tipólogos retrógrados que no pueden concebir que existan especies distintas sin diferencias grandes y constantes, lo mismo que a los feneticistas inflexibles que rechazan el concepto biológico de la especie (*).

El caso de *Rana esculenta* es mucho más asombroso. La "especie" tipo no solamente del género *Rana* sino también de todos los anuros, no es una especie verdadera: es un híbrido entre *Rana ridibunda* y *R. lessonae*. Además, es un híbrido anormal, en el sentido de que las generaciones sucesivas no demuestran ni recombinación genética, ni introgresión, de manara que los tres fenotipos involucrados ("*esculenta*", *ridibunda* y *lessonae*) mantienen indefinidamente su integridad. En general, las tres formas coexisten, pero *ridibunda* falta en una zona que va más o menos de Bélgica y Norte de Francia hasta el sur de Italia, mientras que *esculenta* los fenómenos, ya que los mecanismos parecen distintos según las regiones. Se sabe que los triploides son comunes y a veces mayoritarios en las poblaciones de *R. "esculenta"* (Günther 1970). En los llamados sistemas LE, *"lessonae-esculenta"* (Uzzell y Berger 1975) las hembras híbridas parecen perder en cada generación su medio genomio *lessonae*, siendo reemplazado por otro, cada vez por fecundación, de suerte que el medio genomio *ridibunda* se transmite intacto de generación en generación, de manera clonal. Sin embargo, se han descubierto índices de una muy débil introgresión que en todo caso no llega a dificultar el reconocimiento de las tres ranas verdes de Europa central. Al contrario, la hibridación parece no producirse más entre *lessonae* y *ridibunda* y donde está sola, *Rana esculenta* debe estar constituida por los sobrevivientes de un cruzamiento antiguo, aunque probablemente posterior a la última glaciación. De todas maneras, el problema sigue exigiendo muchas investigaciones.

Desde el punto de vista teórico, como Dubois lo muestra con mucha inteligencia, el status de *Rana esculenta* parece escapar al concepto biológico de la especie, pero donde existe sola, un mecanismo todavía no elucidado debió aparecer y darle una independencia genética que justificaría tal vez, su reconocimiento como especie válida.

Contrariamente a las previsiones teóricas de Müller (1925), la poliploidía resultó estar bastante difundida entre los anuros, sin tener los inconvenientes predichos. Aquí también el resumen de Dubois es excelente y tiene mucho valor heurístico.

Igualmente de alto nivel científico, son las treinta páginas dedicadas a los "criterios" específicos. Sin embargo, debo discrepar en la limitación de precisión que Dubois estima necesaria en las mensuras morfométricas que se usan. Ocurre que tengo cierta experiencia en este tema y no puedo más que reiterar la recomendación que se encuentra en todos los tratados adecuados desde Simpson y Roe (1939) hasta Sokal y Rohlf (1969): hay que usar números de dos cifras, salvo cuando el primero es uno, y eso, que la unidad sea el metro o el micrón. Hay simplemente que usar instrumentos adecuados. Sin embargo, es cierto como lo dice Dubois, que las deformaciones frecuentes en anfibios conservados, pueden hacer vanos tales esfuerzos en muchos casos. Algunas medidas son particularmente engañosas a este respecto, por ejemplo, el ancho del párpado superior o el espacio interorbital. Pero, en tal caso, la varianza se hará tan grande, que no hay mucho peligro de que la medida variable en exceso sea utilizada en cálculos finales y si lo es, es que el carácter es tan diferente que su variabilidad no llega a quitarle su valor.

Se hace notar también, la mención de un caso de especiación por hibridación (Mecham 1960) en el cual los híbridos manifiestan

---

* Bien revelador es el hecho que Sneath y Sokal (1973) no citan ni uno solo de los numerosos trabajos que dan testimonio de la existencia de las cinco especies confundidas con *Rana pipiens*.

un aislamiento biológico parcial con las especies parentales.

Un estudio sumamente interesante y sugestivo es su cuenta comparativa de especies en general, de especies monotípicas, de especies politípicas (con varios números de subespecies), de subespecies, de sinonimias, etc. en los cuatro géneros más abundantes (*Rana* sensu lato, *Bufo, Hyla, Eleutherodactylus*) según las regiones. Tales comparaciones muestran que las curvas de las regiones mejor conocidas, como Europa y América del Norte, tienden a lograr una "meseta" con un número alto de sinonimias y relativamente considerable de subespecies, mientras que las curvas de las otras regiones, especialmente las tropicales y también de los géneros mucho más abundantes en estas regiones, como *Hyla* y *Eleutherodactylus*, todavía tienen un trazado exponencial o casi exponencial, con menos sinonimias y subespecies.

El autor de este relato se reconoce culpable en cuanto a sus vacilaciones referentes a su concepto de subespecie. Ambos, Mayr (1969) y Simpson (1961) justifican el reconocimiento de subespecies cuando parecen útiles. Lamentablemente, este concepto de utilidad es subjetivo. Laurent (1976) defendió la idea de que cuando un cline abarca variaciones muy conspicuas, es falaz confundir todas las poblaciones interesadas bajo un solo nombre (específico o subespecífico). Desgraciadamente, también es engañoso dar el mismo status a verdaderas subespecies separadas por zonas de hibridización estrechas y a fragmentos de clines arbitrariamente deslindados. Finalmente, después de haber pesado otra vez el pro y el contra, parece que este último inconveniente es peor, porque las situaciones biológicas son esencialmente distintas, lo que importa más que la denominación de poblaciones obviamente diferentes. En eso, por consiguiente, me adhiero a la opinión de Huxley (1939), de Schitz (1971) y por ampliación de Dubois. Sin embargo, sigo considerando que un cline tiene que ser demostrado y no simplemente supuesto. Por ejemplo, en el Shaba (ex Katanga) la situación clinal fluida imaginada por Schitz (1971), no existe. Hay seis subespecies de *Hyperolius marmoratus (argentovittis, alborufus, kandoensis, melanoleucus, epheboides* y *rhodoscelis)* y todas están separadas por barreras y/o zonas de hibridación bastante estrechas como para haber permanecido desconocidas hasta la fecha. En cambio, un cline *angolensis-argentovittis* es muy posible, pero todavía no comprobado.

En fin, casi el único reproche que haría a Dubois es su abuso del adjetivo "peligroso". En realidad los biólogos corren solamente peligro cuando se arriesgan físicamente para apoderarse de especímenes raros encima de barrancas o árboles. Por lo demás, corren únicamente el riesgo de equivocarse, lo que no es realmente peligroso. Todos, aún el gran Boulenger, lo hicieron a menudo. Muchas situaciones a falta de datos terminantes, exigen una apuesta y las apuestas se ganan o se pierden. Es una cuestión de suerte y de olfato, pero los peores fabricantes de sinonimias, como Ahl, por molestos que puedan ser, no sufren otro castigo que un indulgente descrédito.

Otra estrella de la nueva ola de herpetólogos franceses, quien se benefició de la docencia de Dobzhansky en persona, es G. Pasteur, autor de un ensayo sobre el género de salamanquesa *Lygodactylus*. El trabajo es de muy alto nivel. Hay que notar el escepticismo del autor a propósito de la famosa regla de "character displacement" (Brown y Wilson 1956). Digamos que se trata de una tendencia más que de una regla. El principio de Gause de exclusión competitiva, también muy cuestionable, debería favorecer una diferenciación de especies simpátridas por lo menos en sus caracteres fisiológicos y en los mecanismos de aislamiento prereproductores, lo que no se refleja necesariamente en su morfología. A propósito de tales mecanismos, Pasteur subraya la diferencia de ritos nupciales entre *L. luteopicturatus* y *L. keniensis* pero estas especies son alopátridas. Al mismo respecto habla de selección sexual y de posible especiación simpátrida. Sin embargo, el modelo alopátrida clásico, parece muy capaz de explicar la diferenciación de las siete especies de Africa

Oriental, porque los aislamientos alternativos de pequeñas selvas y pequeñas sabanas que se produjeron en esta región en el transcurso de los últimos 20 ó 25 millones de años, multiplicaron las oportunidades adecuadas.

La comparación del caso *L. capensis* - *L. angolensis* con el caso de *Lymnaea emarginata* - *L. palustris* es interesante, pero carece de claridad. Por ejemplo, no se explica por qué el flujo genético podría no hallarse favorecido por la dispersión de la especie. Parece que en tal caso, existiría ya un obstáculo intrínseco a los cruzamientos, es decir un aislamiento biológico, o sea ya especies o semiespecies crípticas.

En fin, Pasteur admite cuatro modos de especiación. Según el último libro de White (1978), habría bastante más.

F. Vuilleumier, quien fue alumno de E. Mayr y G.G. Simpson en la Universidad de Harvard, escribió el capítulo de las aves. Subraya que los ornitólogos, mucho más que los otros zoólogos, contribuyeron a desarrollar los conceptos de especie, subespecie, superespecie y especiación desde Gloger (1856) hasta Selander (1971), pasando por Kleinschmidt, Hartert, Stresemann, Rensch, Lack, Amadon, Cain y por supuesto Ernst Mayr. Son especialmente los pájaros los que permitieron sostener el modelo de especiación alopátrida y de veras, como lo dice Vuilleumier, la probabilidad de otros modos de especiación en las aves, es ínfima.

Sin embargo, quedan muchos problemas que desconciertan a los mejores ornitólogos. Vuilleumier describe cuatro ejemplos. El subgénero *Hypochera* tiene notable uniformidad morfológica, un aparente polimorfismo genético, solamente perceptible en los reflejos del plumaje de los machos, hibridaciones locales y un parasitismo similar al de los cucos. Las especies del género *Collocalia* de Indonesia, son casi crípticas, pero se descubrió que se distinguen mejor por sus nidos y el hecho de que algunas pueden utilizar la orientación por sonidos, como los murciélagos. En el género *Diglossa* y en la familia Cracidae, la dificultad, muy clásica, proviene de nuestra ignorancia en cuanto a la interfecundidad de varias formas alopátridas, bien separadas por barreras infranqueables.

Se desprende de la discusión de Vuilleumier, que en las Aves como en los otros animales, la dificultad principal en la aplicación del concepto biológico de la especie, proviene de las formas alopátridas. Pueden ser especies y diferir muy poco, hasta nada. Pueden ser subespecies y al contrario diferir muchísimo. Por lo tanto, como Vuilleumier lo notó, autores igualmente competentes, pueden proponer clasificaciones completamente diversas para los mismos grupos. Todos aplican el mismo concepto biológico de la especie, pero cuando se trata de poblaciones alopátridas, casi nunca se puede saber si están en relaciones específicas o subespecíficas y cada uno tiene sus argumentos para sostener opiniones ampliamente subjetivas.

En sus conclusiones, Vuilleumier declara ver una incompatibilidad fundamental entre el concepto biológico de la especie y el sistema de nomenclatura que tenemos, llevando bastante agua al molino de Sokal y Crovello. No podemos seguirlo hasta allá. Una cosa escondida no deja sin embargo de existir. La nomenclatura trinominal tiene sus defectos, pero no vale la pena trastornarla con la esperanza ilusoria de rendir cuenta de todas las sutilezas generalmente desconocidas y efímeras de las relaciones entre poblaciones alopátridas o parapátridas. "Le jeu n'en vaut pas la chandelle".

En fin tenemos un capítulo sobre roedores, escrito por J. Chaline y L. Thaler. Junto a varios ejemplos de especies crípticas, como de costumbre, los autores describen situaciones muy insólitas e interesantes. A veces, especies gemelas de un período determinado son precedidas por linajes antecesores más diferentes, de manera que hay evolución convergente.

Otra singularidad es ilustrada por el caso curioso del insectívoro *Blarina* en América del Norte. Aparentemente comprende una sola especie con tres subespecies parapátridas. Pero en algunos yacimientos de edad glacial se encuentran dos o hasta las tres presuntas subespecies juntas, lo que demuestra que se trata de buenas

especies que se separaron geográficamente después de las glaciaciones.

Conclusión

De este fascinante panorama de la especie en dieciséis grupos zoológicos distintos, resulta que el deslinde de las especies en los organismos sexuados, aunque perfectamente real, es una tarea sumamente difícil, especialmente cuando se trata de formas alopátridas. Además, hay una diversidad inesperada de situaciones en las cuales otros factores contribuyen a obscurecer más todavía el problema de establecer si la relación entre dos poblaciones es específica o subespecífica. Eso va a la par con mecanismos de especiación variados y más complejos que el modelo alopátrido, que sin embargo, parece ser todavía por lejos el más común. Pero hay un hecho que reaparece en cada capítulo y que por lo tanto debe considerarse como el más importante. Es la frecuencia, se puede decir la trivialidad, de las especies crípticas, prueba de la insuficiencia candorosa de la sistemática tipológica y exclusivamente morfológica, en una palabra, de la vieja sistemática. Sin embargo, no hay nada malo en el trabajar exclusivamente de este modo que dió pruebas de su valor, siempre y cuando uno se dé cuenta de que no es el "nec plus ultra" y que no se pretenda desvirtuar conclusiones basadas en métodos más profundizados. En especial, es un error grave desdeñar caracteres morfológicos muy poco perceptibles, ya que todos deberían saber hoy en día, que las especies crípticas difieren por tales minucias y aún menos. En verdad, aunque tradicionalmente se espere de los sistemáticos una demostración de la validez de las especies nuevas que describen, se puede con igual motivo, exigir pruebas biológicas de la homogeneidad aparente de una "morfoespecie", cuando un tipólogo pretende negar su división en varias especies más o menos crípticas.

Por definición, tales especies deben escapar a las técnicas de la taxonomía numérica, por valiosas que sean cuando no chocan con este problema. Mayr (1965) criticó esta insuficiencia de la taxonomía fenética, a lo que Sneath y Sokal (1973), tranquilamente contestaron que dos o más especies gemelas, constituyen efectivamente un solo taxón en la sistemática fenética, ya que tal disciplina, una vez más por definición, no pretende distinguir más que lo indicado por los caracteres visibles. El argumento obviamente carece de réplicas... pero demuestra que para el sistemático que no se da por satisfecho por apariencias engañosas, la taxonomía numérica no es del todo satisfactoria (o no da todas las respuestas).

Otro trabajo resta su importancia a las especies gemelas: es el de Sokal y Crovello (1970), según el cual el concepto biológico de las especies no es "operacional", neologismo que quiere decir, en un lenguaje menos esotérico, que el concepto no se puede aplicar en la mayoría de los casos, y que cuando se puede, eso se hace por el uso de caracteres fenéticos (especies simpátridas). Nunca se dijo que la tarea del sistemático, que considera fundamental el concepto biológico de la especie, sea fácil o debiera serlo. Las dificultades que puede encontrar para descubrir la realidad de las cosas, me parece una razón poco convincente para negar tal realidad, tanto más que se trata del umbral evolutivo más importante que se puede concebir. ¿Qué se diría de una filosofía médica que preconizara desconocer las enfermedades de diagnóstico difícil?

Una última observación me parece caer por su propio peso a propósito de la controversia filológica respecto a la palabra taxonomía. La mayoría de los autores de lenguas francesa y castellana sostienen que "taxinomía" es correcto y que los anglosajones se equivocan. Es cierto que tienen razón, en el plano filológico, pero no es el más importante. El uso anglosajón tiene una predominancia numérica aplastante y considero como una fuente de confusión la introducción de otros vocablos similares como "taxinomía" o "taxionomía". El nombre genérico de las ranas marsupiales, *Gastrotheca*, es absurdo ya que la bolsa es dorsal y no ventral, y sin embargo, nadie apoyaría hoy en día el uso de su sinónimo poste-

rior, *Nototrema*, a pesar de que sea descriptivamente adecuado. Además, la corrección filológica, no parece un argumento apabullante cuando se reflexiona sobre el hecho de que la evolución de los idiomas se hizo como la evolución orgánica, es decir, por errores innumerables y sucesivos, ya que se definió la mutación como un error de transcripción. Sin aquellas horribles faltas, hablaríamos todavía latín y ni el castellano, ni el francés, ni el italiano, etc., existirían.

BIBLIOGRAFIA

AVINOV, A. 1913. Quelques formes nouvelles du genre *Parnassius* (Lepid. Papilionidae) (en rúso). St. Petersbourg.- Hor. Soc. ent. Russ. *40*: 1-21.

BROWN W. L. y E.O. WILSON. 1956. Character displacement.- Syst. Zool. *5*: 49-54.

DUBOIS A. 1976. Les grenouilles du sous-genre *Paa* du Nepal (famille Ranidae, genre *Rana*).- Cah. nép., Doc. *6*:I-VI + 1-275.

FRYER G. e T. D. ILES. 1972. The Cichlid fishes of the great lakes of Africa. Their biology and evolution. T.F.H. publications, Neptune City, 639 pp.

GISIN H. 1966. Signification des modalités de l'évolution pour la théorie de la systématique.- Zeitschr. Zool. Syst. Evol., *4* : 1-12.

GLOGER C.L. 1856. Ueber den Begriff von "Art" ("Species") und was in dieselben hinein gehört.- J.f. Ornithol., *4*: 260-270.

GüNTHER R. 1970. Der Karyotyp von *Rana ridibunda* Pall. und das Vorkommen von Triploidie bei *Rana esculenta* L. (Anura, Amphibia).- Biol. Zentralbl., *89*: 327-342.

HUXLEY J. S. 1938. Clines: and auxiliary taxonomic principle.- Nature, *142* : 219.

LAURENT R. F. 1948. Problèmes taxonomiques. L'espèce et la race. La phylogenèse et la systématique.- Ann. Soc. roy. Zool. Belg., *78*: 56-101.

——— 1952. Sur les notions d'espèce et de relation spécifique, de sous-espèce et de relation subspécifique.- Ann. Soc. roy. zool. Belg., *83*: 201-210.

——— 1972. La especiación. Miscelanea Fund. Miguel Lillo, *44*: 1-111.

——— 1973. Nuevos datos sobre el género *Telmatobius* en el Noroeste argentino con descripción de una nueva especie de la Sierra del Manchao.- Acta zool. lill. *30*: 163-187.

LAURENT, R.F. 1976. Nouveaux commentaires sur la superespèce *Hyperolius viridiflavus* (Anura) Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., ser in 8º Sc. Zool., *213*: 69-114.

MAYR, E. 1947. Ecological factors in speciation.- Evolution *1*: 263-288.

——— 1965. Numerical pheneticas and taxonomic theory.- System. Zool., *14*: 73-97.

——— 1969. Principles of systematic zoology. Mc Graw Hill, New York *428 pp.*

MECHAM J.S. 1960. Introgressive hybridization between two south eastern treefrogs.- Evolution, *14*: 445-57.

MULLER H. J. 1925. Why polyploidy is rarer in animals than in plants.- Amer. Nat., *59*: 346-53.

ROUX-ESTEVE R. 1974. Revision systématique des Typhlopidae d'Afrique (Reptilia Serpientes).- Mem. Mus. nat. Hist. nat., Nouv. ser. A. Zool., *87*: 1-313.

SCHIØTZ A. 1971. The superespecies *Hyperolius viridiflavus* (Anura).- Vid. Medd. Dansk. Nat. For. *134*: 21-76.

SELANDER R.K. 1971. Systematics and speciation in birds. Chapitre 3, in Farner D.S. y J.R. King, eds.,: Avian Biology. Vol. I, Academic Press, New York.

SIMPSON G.G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, New York, 434 pp.

SIMPSON G.G. e A. ROE. 1939. Quantitative Zoology. Mc Graw Hill, New York, 414 pp.

SNEATH, P.H.A. e R.R. SOKAL, 1973. Numerical taxonomy. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 573 pp.

SOKAL, R.R. e F.J. ROHLF, 1969. Biometry, the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company, San Francisco. 776 pp.

SOKAL, R.R. e T.J. CROVELLO. 1970. The biological species concept: a critical evaluation.- Amer. Natur., *104*: 127-153.

UZZELL T. e L. BERGER. 1975. Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda, Rana lessonae* and their hybridogenetic associate *Rana esculenta*.- Proc. Acad. nat. Sci. Philad., *127*: 13-23.

VERITY, R. 1928. An essay on the origins of the geographical variations of the Rhopalocera in Europe, exemplified by *Melitaea aurinia*.- Rott. Entomol. Rec., *40*: 41-45, 86-91, 97-101.

WHITE, M.J.D. 1978. Modes of speciation. W. H. Freeman and Company. San Francisco, 455 pp.

WHITE, M.J.D.; R.E. BLACKITH; R.M. BLACKITH e J. CHENEY. 1967. Cytogenetics of the *viatica* group of morabine grasshoppers. I. The coastal species.- Austr. J. Zool., *15*: 263-302.

Dirección Postal: cfr. p. 80, nota.